



La vida que brolla a la foscor: les fumaroles hidrotermals submarines

Jordi Corbera

Delegació de la Serralada Litoral Central, ICHN

LIFE EMERGING IN THE DARK: DEEP-SEA HYDROTHERMAL VENTS. – In 1977, an unexpected marine ecosystem was discovered on the deep-sea hydrothermal vents of the Galapagos Rift. Since then, hydrothermal vents and the associated marine communities have been found in all oceans, and particularly along tectonic plate boundaries. Without light, primary production in this ecosystem is performed by microorganisms that use chemical energy to synthesize organic compounds (chemosynthesis). Several molluscs, polychaetes and crustaceans have established symbiotic relations with chemoautotrophic bacteria. In some cases, as in the gutless giant tubeworm, Riftia pachyptila, bacteria (endosymbionts) live inside the body of their host, while in other invertebrates, such as yeti crabs of the genus Kiwa, bacteria (ectosymbionts) grow on specialized structures that have evolved for this purpose. Although initially it was thought that vent fauna were living fossils, it is currently believed that they have a more recent origin and come from a variety of habitats (e.g. the surrounding deep sea and shallow waters). In some cases, taxa have diversified exclusively in this environment, and consequently the level of endemism is about 70%. Some species are shared with other chemosynthetic ecosystems, such as cold seeps and whale falls. In addition to all these outstanding features, alkaline hydrothermal vents, where water flows at moderate temperatures (40-90°C), could have provided the crucial environment for the origin of life.

Durant molt temps es va creure que als fons pregons de mars i oceans no hi havia vida a causa de l'absència de llum i de les altes pressions que hi regnaven. Va ser el geòleg anglès Eduard Forbes (1815-1854) qui a la primera meitat del s. XIX, va postular la teoria de la "Zona Azoica". Després d'estudiar diferents mostres dels fons de la Mediterrània va proposar que la vida era absent per sota els 600 m (Anderson i Rice, 2006). Aquesta creença es va generalitzar fins i tot entre la societat, però aviat van sorgir veus crítiques a aquesta teoria davant les creixents evidències. Destaquen els treballs del naturalista noruec Michel Sars (1805-1869) i del seu fill Georg Ossian Sars (1837-1927) que obtenen mostres de fins a 800 m de fondària als fiords del seu país i descriuen els organismes que hi troben. Entre aquests destaquen els lliris de mar, una espècie de crinoïdeu pedunculat que fins al moment només es coneixien del registre fòssil (Sars, 1868).

Però va ser a partir dels resultats de l'expedició del *HMS Challenger* quan es va obtenir una enorme quantitat de dades sobre la fauna dels fons més obscurs dels oceans. Durant quasi quatre anys (1872-1876) aquest vaixell va circumna-

vegar la Terra i va obtenir una gran quantitat de mostres dels fons abissals, a partir de les quals es van descriure unes 4.700 espècies desconegudes fins aquell moment (<http://www.divediscover.who.edu/history-ocean/challenger.html>).

De totes maneres, totes aquestes comunitats del mar profund són relativament poc denses ja que depenen totalment de l'aliment que prové de les capes més superficials il·luminades on és factible la fotosíntesi (Gage i Tyler 1991). Bé, totes no!

El descobriment d'un ecosistema inesperat

Amb base a la teoria de la tectònica de plaques proposada per Alfred Wegener (1922) es va suggerir que a les dorsals oceàniques era molt possible l'existència d'activitat hidrotermal. Al 1946 es constata la presència d'emanacions calentes a la part central del mar Roig. Però no és fins al 1976 que per tal de comprovar aquest fet s'organitza una campanya oceanogràfica a la dorsal de les Galápagos, durant la qual, se submergeix un patí bentònic equipat amb una cambra fotogràfica amb la intenció d'obtenir imatges de l'esmentada activitat. En una de les fotografies, en blanc

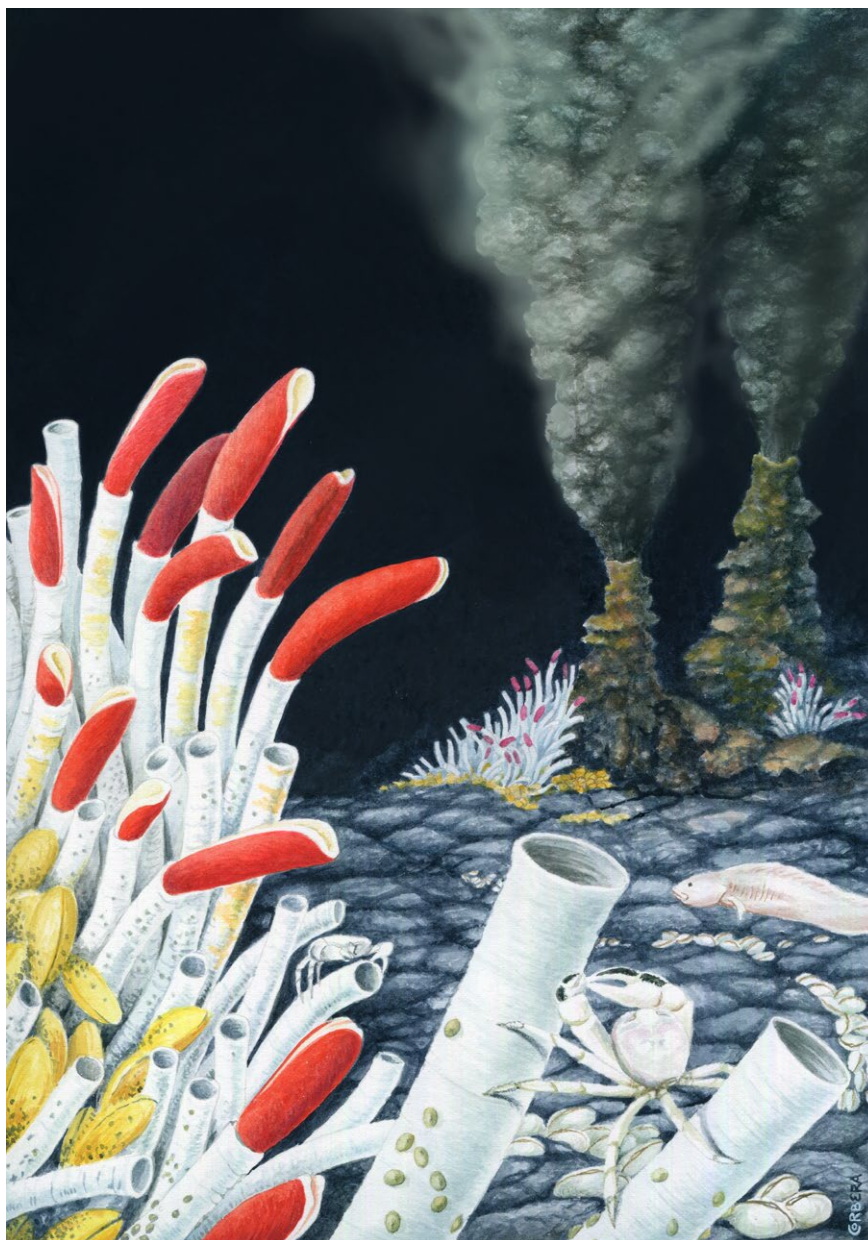


Figura 1. Aspecte general de les comunitats de les fonts hidrotermals a la dorsal de les Galápagos (Dibuix: © J. Corbera).

i negre, es podia veure una densa comunitat de cloïsses gegants (Lonsdale, 1977). Aquest fet va sorprendre enormement els investigadors i entre febrer i març de 1977 es va organitzar una altra campanya, aquest cop amb el submarí tripulat *Alvin* de la *Woods Hole Oceanographic Institution* per estudiar en profunditat i de primera mà aquesta inesperada troballa. El que van poder observar els dos investigadors i el tripulant de l'*Alvin* durant la immersió del submarí era increïble: a les zones amb activitat hidrotermal hi habitava una comunitat molt densa d'animals (fig. 1), entre els quals destacaven uns cucs tubícules de fins a 2 m (Corliss *et al.* 1979). A partir d'aquest descobriment, va sorgir un interès molt gran en aquests ecosis-

temes i d'aleshores ençà s'han detectat una gran quantitat de llocs on es desenvolupen aquestes comunitats coincidint principalment amb els marges de les plaques tectòniques.

Funcionament de les fumaroles

Allà on les plaques són divergents, és a dir que s'allunyen les unes de les altres, com és el cas de la dorsal Mesoatlàntica, l'espai que es crea és reomplert per magma que prové de les regions internes. L'aigua marina que s'infiltra a través de les fissures i porus de la roca, en contacte amb el magma s'escalfa a altes temperatures que a causa de l'elevada pressió poden superar els 400°C.

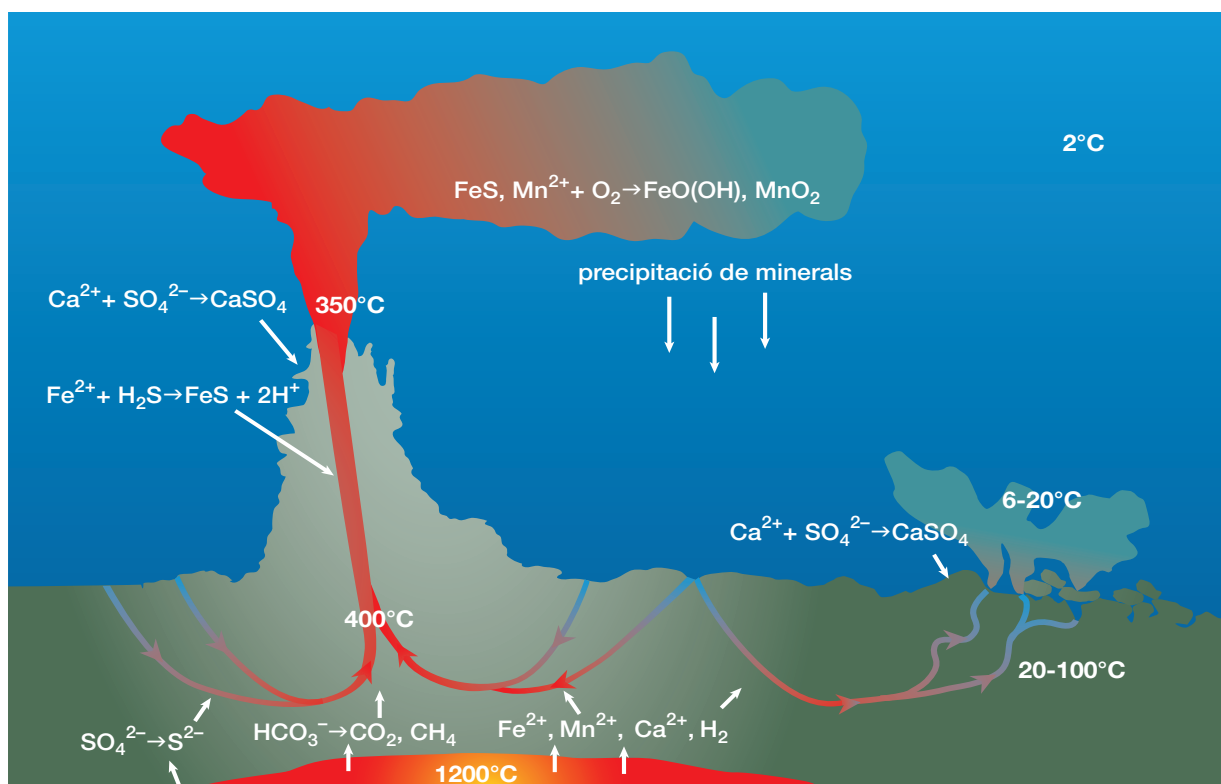


Figura 2. Esquematzació dels cicles geoquímics inorgànics a les fumaroles hidrotermals (modificat de Jannasch i Mottl, 1985).

A aquestes temperatures l'aigua dissol gran quantitat de minerals de les roques que travessa i emergeix cap a l'exterior. En contacte amb l'aigua freda ($\approx 2^{\circ}\text{C}$) del fons oceànic molts d'aquests compostos precipiten i formen les fumaroles (fig. 2) que en realitat no són pas fums, sinó fluids carregats d'aquests precipitats: les temperatures són més altes de 300°C , entre les substàncies que precipiten predominen els compostos de ferro i sofre i es formen les "fumaroles negres". Els fluids de les "fumaroles blanques", en canvi, tenen unes temperatures més baixes (entre 100 i 300°C) i els precipitats que hi predominen són anhidrita, baritina (BaSO_4) i sílice (SiO_2) (Haymon i Kastner, 1981).

Per altra banda, sempre que els fluids siguin de temperatures superiors a 150°C es poden formar les xemeneies. Inicialment precipita anhidrita (CaSO_4) que prové de l'aigua marina i forma una estructura porosa a l'interior de la qual pot precipitar esfalerita (ZnS), pirita (FeS_2) i calcopirita (CuFeS_2), aquesta darrera, principalment, al conducte central de la xemeneia (Haymon i Kastner, 1981). El creixement d'aquestes estructures pot ser molt ràpid i s'han mesurat taxes de fins a 30 cm per dia (Goldfarb *et al.* 1983).

Les estructures que es formen són fràgils i depenen en gran mesura dels aportaments constants i temperatures mantingudes. Si aquestes baixen per sota dels 150°C l'anhydrita es torna a dissoldre. Això fa que en xemeneies madures la morfologia

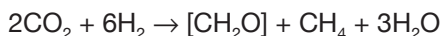
sigui molt complexa. Una de les edificacions més espectaculars era l'anomenada "Godzilla" de 45 m d'alçada situada a la dorsal Juan de Fuca al Pacífic nord, però aquesta va col·lapsar el 1996.

La quimiosíntesi a la base de la xarxa tròfica

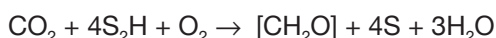
Però, com obtenen l'energia tots els organismes que viuen al voltant de les fumaroles enmig de la foscor més absoluta? La resposta ja es va proposar en els primers treballs. Lonsdale (1977) i Corliss *et al.* (1979) suggereixen que els microorganismes són els responsables de la producció primària en aquests hàbitats i que en comptes d'utilitzar la llum com a font d'energia per sintetitzar compostos orgànics (fotosíntesi), utilitzen l'energia derivada de reaccions químiques a partir del sulfur d'hidrogen d'origen hidrotermal (quimiosíntesi), un fet que es confirma amb els experiments portats a terme durant les immersions de l'*Alvin* (Jannasch i Wirsén, 1979). Les anàlisis de les mostres d'aigua obtingudes al voltant de les fonts hidrotermals constaten una gran quantitat de biomassa microbiana que pot arribar a ser fins a 300 vegades superior a la de fons propers sense influència hidrotermal i fins a $3,9$ vegades superior a la de les aigües superficials més productives (Karl *et al.*, 1980).

En aquests ambients es troba una gran diversitat de microorganismes. Dintre el sediment, a l'interior de les escletxes i a la porositat de les ro-

ques, on i manca l'oxigen, es porta a terme la quimiòsintesi anaeròbica (Jannasch i Mottl, 1985). En aquesta reacció els microorganismes redueixen el CO_2 i produeixen metà i carboni reduït expressat a la reacció com a carbohidrats $[\text{CH}_2\text{O}]$:



En presència de l'oxigen que està dissolt a l'aigua, i que prové en última instància de la fotosíntesi, els bacteris poden realitzar una síntesi aeròbica en la qual oxiden el sulfur d'hidrogen combinant-lo amb diòxid de carboni i oxigen, i n'obtenen carbohidrats, sofre i aigua:



Però també hi ha altres bacteris que utilitzen com a font d'energia l'oxidació d'altres compostos com el tiosulfat, el sofre elemental o el metà (Jannasch, 1984).

Diversitat microbiana

L'estructura dels precipitats que formen les xemeneies permeten l'establiment de gradients tant pel que fa a la temperatura dels fluids com a la concentració de les substàncies químiques dissoltes. Aquests gradients també s'estableixen quan els fluids hidrotermals es barregen amb l'aigua marina circumdant. D'aquesta manera es creen diferents condicions ambientals en un espai considerablement reduït, fet que permet l'establiment d'una enorme diversitat de comunitats microbianes (fig. 3).

A temperatures més altes de 115°C i que fins i tot poden superar els 150°C es desenvolupen els organismes supertermòfils i entre els 80 i 115°C els anomenats hipertermòfils. A mesura que la temperatura disminueix es troben els termòfils

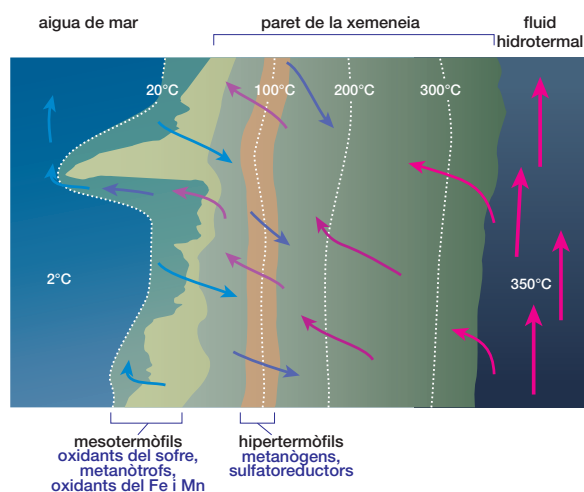


Figura 3. A les parets de les fumaroles s'estableixen gradients molt marcats de temperatura que permeten l'establiment de comunitats molt diverses de microorganismes (modificat de McCollom i Shock, 1997).

(entre 50 i 80°C) i els mesotermòfils (entre 10 i 50°C) (McCollom i Shock, 1997).

Entre els supertermòfils i els hipertermòfils predominen els metanògens i els reductors del sofre i del sulfat. Pertanyen al regne dels arqueus (Archaea) que es diferencien dels bacteris pel tipus de paret cel·lular i semblen estar genèticament més propers als eucariotes que als mateixos bacteris. Són microorganismes adaptats a la vida en ambients extrems. Els mesotermòfils tenen contacte amb l'aigua marina i poden disposar de l'oxigen dissolt. Entre ells hi trobem els bacteris oxidants del ferro i del manganès, els metanòtrofs i els oxidants del sofre.

Aquests gradients descrits a les parets de les fumaroles són similars als que podríem trobar al subsòl oceànic on els fluids es difonen, a temperatures molt més baixes (2 - 50°C), a través de les fissures i escletxes de les roques. Això ha fet que es proposés l'existència d'una "biosfera subterrània" (Deming i Baross, 1993) que podria tenir una influència cabdal en els cicles biogeoquímics dels camps hidrotermals (Wankel et al., 2011).

Simbiosi

La simbiosi entre microorganismes i invertebrats també juga un paper clau en la transferència d'energia en les comunitats de les fumaroles hidrotermals. Poc després del descobriment d'aquests ecosistemes ja es va suggerir que els microorganismes estaven a la base de tota la xarxa tròfica, però curiosament, els invertebrats més espectaculars, els cucs tubícoles gegants (*Riftia pachyptila*), estaven desproveïts de boca i de sistema digestiu. Com s'alimentaven aquests animals, i com podien atènyer una mida tan gran? La resposta la va proposar la llavors estudiant de postgrau Colleen Cavanaugh, mentre assistia a una conferència de Meredith L. Jones (especialista en cucs de la *Smithsonian Institution* que havia descrit *Riftia*) on es parlava dels reptes per entendre la biologia d'aquests animals sense sistema digestiu. En saber que dintre el cos dels cucs havien trobat cristalls de sofre va exclamar: *Well, it's perfectly clear! They must have sulphur-oxidising bacteria inside their bodies!* Va aconseguir que li deixessin mostres de *Riftia* i va poder demostrar la seva hipòtesi (Cavanaugh et al., 1981).

A partir d'aquí s'ha vist que la simbiosi està força estesa entre els invertebrats de les fonts hidrotermals. És el cas de les cloïsses gegants *Calyptogena magnifica* que en un principi es van considerar organismes suspensívors, però que tenen un sistema filtrador i digestiu força reduït, en canvi, tenen grans quantitats de bacteris simbiòntics a les seves brànquies (Cavanaugh, 1983). Un fet que també s'ha observat en els musclos del gènere *Bathymodiolus* (Fiala-Medioni et al., 1986).

1 T. de l'A.: Bé, està clar! Han de tenir bacteris oxidants del sofre dintre els seus cossos.

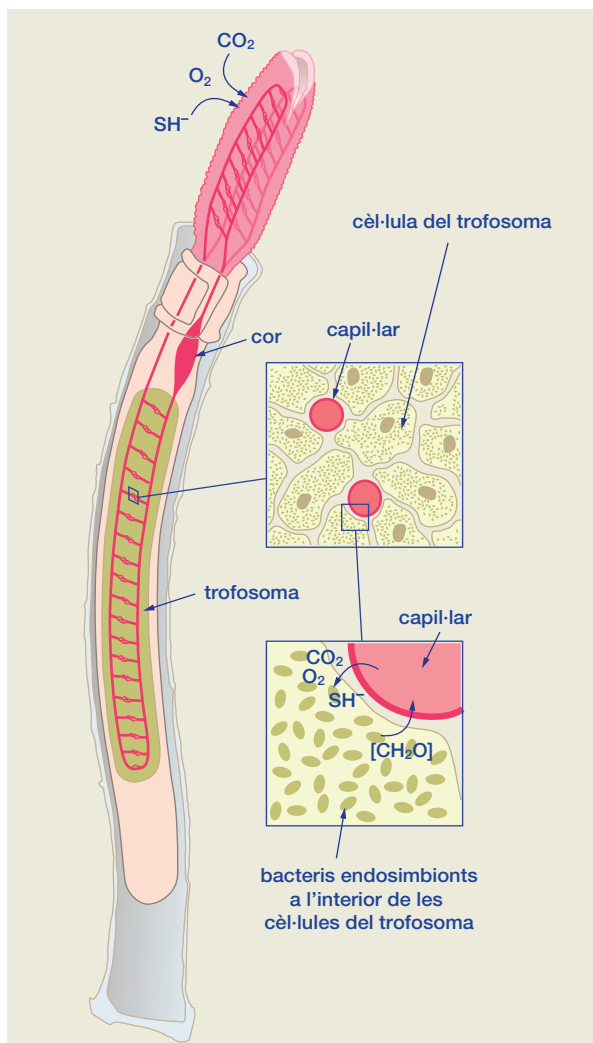


Figura 4. Esquematització dels intercanvis que es produeixen entre *Riftia pachyptila* i els bacteris quimioautòtrofs endosimbionts.

En tots aquests casos s'ha comprovat que hi ha una transferència d'energia entre els bacteris simbiotes i els invertebrats hosts (Fiala-Medioni *et al.*, 1986; Fisher, 1990; Childress *et al.*, 1991). Els invertebrats proporcionen H_2S , $S_2O_3^{2-}$, O_2 i CO_2 als bacteris, mentre que aquests proveeixen als invertebrats de compostos orgànics $[CH_2O]$ que ells sintetitzen (fig. 4) (Childress i Fisher, 1992).

Però els bacteris simbiotes no només estan dintre els cossos dels invertebrats, també n'hi ha que viuen al seu damunt (es coneixen com a ectosimbionts), i en alguns casos els hosts han desenvolupat estructures que faciliten l'establiment dels microorganismes. Aquest és el cas de la gambeta *Rimicaris exoculata*, un crustaci que viu en densos eixams a les fonts hidrotermals de la dorsal Mesoatlàntica, i que té una gran quantitat de llargues setes sobre els seus apèndixs buccals (Segonzac *et al.*, 1993) sobre les quals es desenvolupen dos tipus diferents de bacteris (ϵ - i γ -proteobacteria; Goffredi, 2010). Després de diversos anys de dubtes i controvèrsia, els recents estudis en viu han aconseguit demostrar que hi ha una transferència nutricional directa entre els bacteris ectosimbionts i el seu hoste *Rimicaris* (Ponsard *et al.*, 2013), un fet que constata l'existència d'una relació mutualista entre ells.

Un cas similar és el dels crancs yeti (*Kiwa* spp.). Aquests crustacis tenen els quelípeds coberts d'una densa mata de setes (fig. 5) on també viuen bacteris filamentosos. Macpherson *et al.* (2005), que descriuen el gènere i la primera espècie coneguda (*Kiwa hirsuta*), ja suggereixen que aquests bacteris podrien servir com a font d'aliment. Més recentment aquest fet s'ha pogut comprovar en una altra espècie de cranc yeti (*Kiwa puravida*) que habita una àrea d'emissions fredes de metà davant la costa de Costa Rica (Thurber *et al.*, 2011). Aquesta espècie realitza moviments continus amb els seus que-

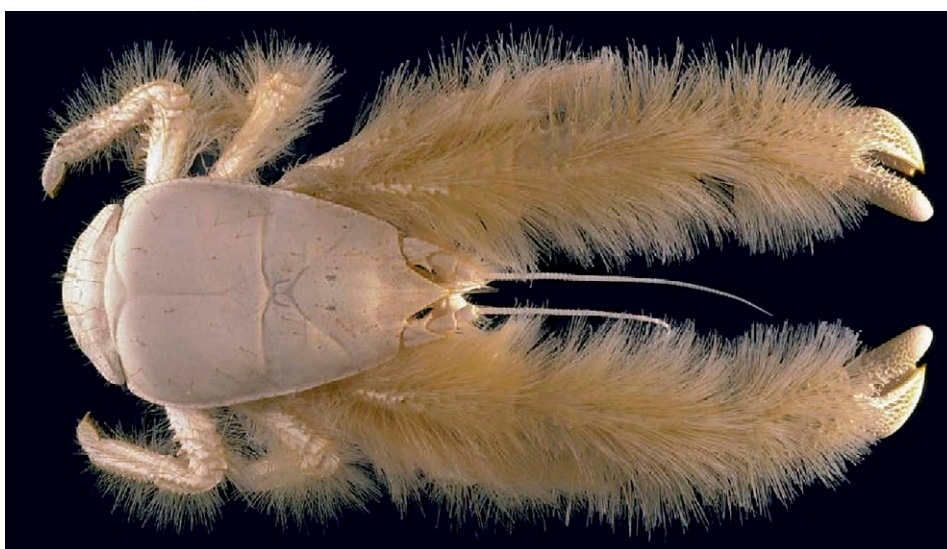


Figura 5. El cranc yeti *Kiwa hirsuta* (holotip). Exemplar capturat a la dorsal del Pacífic sud-oriental a 2.228 m de fondària (foto ©Ifremer/ A. Fifiis, CC: BY-NC, cortesia de Michel Segonzac [MNHN]).

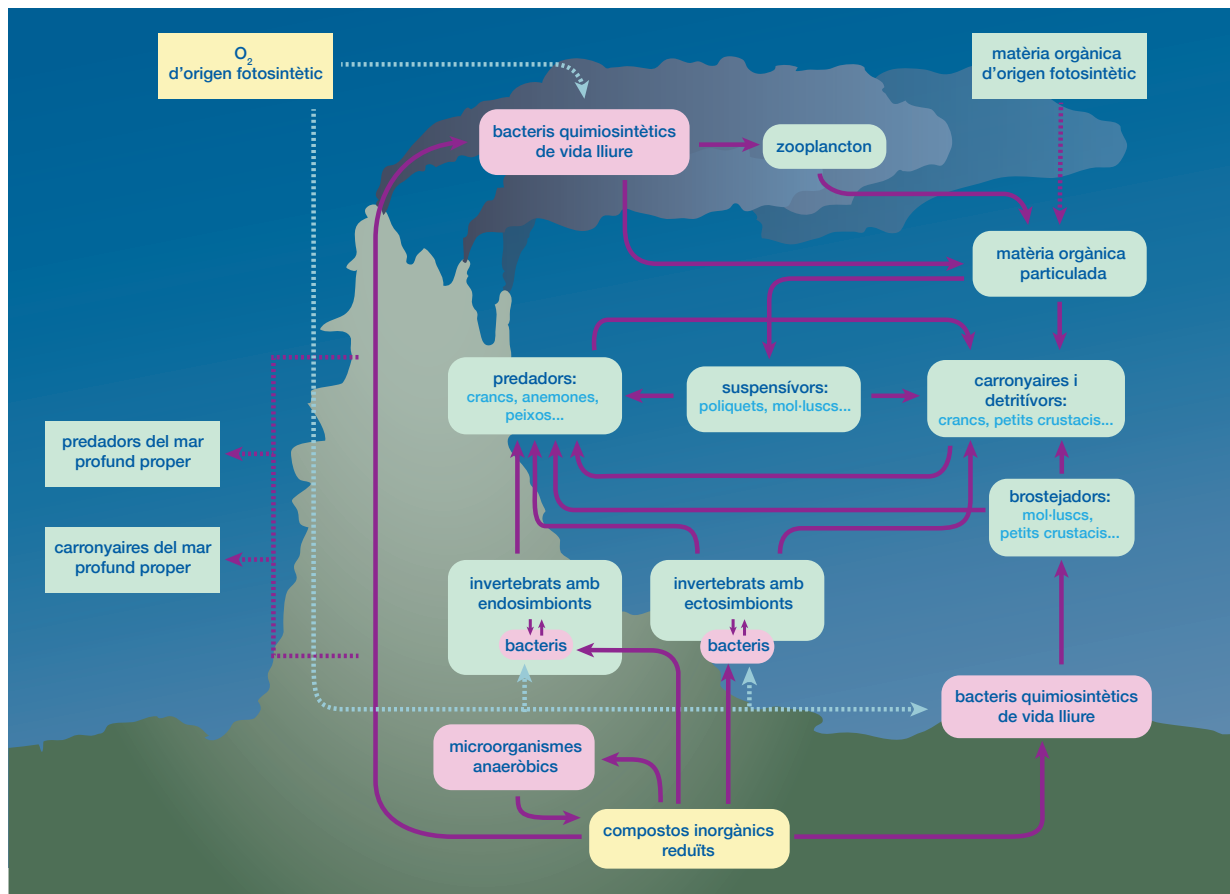


Figura 6. Esquematzació de la xarxa tròfica als camps hidrotermals submarins. Els microorganismes (en rosa) són els responsables de la producció primària; en alguns casos estableixen simbiosis amb alguns invertebrats i el conjunt és la base d'una complexa xarxa tròfica. Cal tenir present que l'oxigen necessari per a la quimiotsíntesi aeròbica prové de la fotosíntesi que s'esdevé a la zona il·luminada dels oceans, també arriba a la xarxa matèria orgànica particulada provinent de les zones superficials. Al mateix temps es pot produir una exportació d'energia d'aquest hàbitat a les comunitats profundes veïnes (modificat a partir de Tunnecliffe [1991] i Van Dover [2000]).

lípidess i incrementa així la productivitat dels bacteris que creixen sobre les setes, es podria dir que els “conrea” ([dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0026243.s001](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026243.s001)). S'ha observat que *K. puravida* té unes setes especialitzades en un dels seus apèndixs bucals que li permetrien recol·lectar els bacteris. Les anàlisis d'àcids grassos i d'isòtops han confirmat que aquests bacteris són la seva font principal d'aliment (Thurber *et al.*, 2011).

Aquests tipus d'ectosimbionts també s'han trobat sobre altres crustacis com els cirrípedes pedunculats *Vulcanolepas* i sobre mol·luscs gasteròpodes com les pagellides *Symmentromphalus* entre d'altres (Goffredi, 2010). Diferents autors suggereixen que els bacteris ectosimbionts, a part de constituir una font d'aliment, podrien facilitar la vida en aquests ambients ja que desintoxiquen les aigües en reduir la concentració de substàncies potencialment tòxiques per als invertebrats (Somero *et al.*, 1989; Segonzac *et al.*, 1993; Ott *et al.*, 2004).

L'adquisició dels simbionts per part dels invertebrats ha estat des de l'inici una qüestió discutida. En el cas dels cucs gegants, *Riftia*, les anàlisis moleculars han demostrat que aquests no es

transmeten de forma “vertical” (entre generacions successives), sinó “horitzontal” (des de l'ambient exterior), ja que no s'han trobat simbionts en els teixits i cèl·lules reproductores (Cary *et al.*, 1993). Sembla doncs que són adquirits (ingerits) durant els estadis larvaris de vida lliure els quals estan proveïts de sistema digestiu que perden després de l'assentament. Contràriament, en alguns mol·luscs com *Calyptogena* i *Bathymodiolus* sí que hi podria haver una transferència vertical dels simbionts ja que se n'han detectat a l'interior de les cèl·lules fol·liculars (Cary i Giovannoni, 1993).

Els microorganismes quimiotsintètics i els invertebrats amb bacteris simbionts, que hem de considerar consumidors primaris, són la base d'una complexa xarxa tròfica (Van Dover, 2000) en la qual intervenen suspensívors, predadors, detritívors i carronyaires i que a més pot exportar energia a les comunitats abissals properes (fig. 6).

Animals molt especialitzats

Des del seu descobriment l'any 1977 fins ara, s'han citat més de 700 espècies que habiten les

fonts hidrotermals del mar profund, de les quals al voltant d'un 70% són endèmiques (Wolff, 2005; Desbruyeres *et al.*, 2006a, b; Baker *et al.*, 2010). Els mol·luscs és el grup amb un nombre més gran d'espècies, que representa un 36% del total, seguit pels artròpodes (34%) i els poliquets (18%) (Wolff, 2005).

Entre els mol·luscs dominen els gasteròpodes de mida petita i aspecte de pagellida. Destaca per la seva diversitat el gènere *Lepetodrilus* amb 16 espècies conegudes la mida de les quals no supera els 2 cm (figs. 7A, 8A). Però també hi ha algunes espècies de mides més grans com *Ifermeria nautilei* (fins a 9,5 cm) (fig. 9A), *Alviniconcha hessleri* (8,5 cm) ambdues del Pacífic sud o *Gigantopelta chessoia* (4,5 cm) del mar d'Escòcia. Els bivalves, en canvi, atenyen mides considerables. Les espècies del gènere *Bathymodiolus* poden arribar a una longitud de 18 cm, se n'han descrit més de 20 i estan distribuïdes per totes les conques oceàniques. Però són les cloïsses gegants (14 espècies del gènere *Calymene* i *Gigantidas*) els mol·luscs que arriben a mides més grans (fins a 30 cm) (fig. 8B).

Els copèpodes és el grup més divers entre els artròpodes, se'n coneixen més de 80 espècies, més de la meitat de les quals pertanyen a la família Dirivultidae i són de mida molt petita que sovint no supera els 2 mm (Ivanenko, 2006). Destaca el gènere *Stygiopontius* amb més d'una vintena d'espècies algunes de les quals viuen associades amb bivalves, poliquets o crustacis decàpodes. Els amfípodes també estan molt ben representats, se n'han descrit més d'una trentena d'espècies, però encara queda molt per conèixer d'aquest grup de crustacis. De decàpodes, se'n coneixen una setantena d'espècies (vegeu Martin i Haney 2005 per a la revisió més recent), les quals juguen un paper rellevant en les xarxes tròfiques i en alguns casos han experimentat modificacions morfològiques per tal d'adaptar-se a

aquest ambient tan particular. Cal mencionar la gambeta *Rimicaris exoculata* (fig. 9B, C), de la que ja hem explicat la seva relació amb els bacteris simbiòtics. Aquesta gambeta que viu als camps hidrotermals de la dorsal Mesoatlàntica, forma grans eixams de milers d'individus (s'han mesurat densitats de 3.000 ind. m⁻²). Els seus ulls estan considerablement modificats i formen una placa ocular interna que sembla que els permetria detectar nivells molt baixos d'il·luminació de longituds d'ona d'entre 450 i 550 nm, i així evitar les zones més actives de les surgències on les temperatures poden superar els 300°C, o detectar les àrees més adients per a la quimiosíntesi dels seus simbiòtics (van Dover *et al.*, 1989; Segonzac *et al.*, 1993). De crancs se'n coneixen una vintena d'espècies, gran part de les quals estan incloses a la família Bythograeidae que és endèmica de les fonts hidrotermals (fig. 8A) i una quantitat similar d'anòmurs entre els que cal destacar els crancs yeti (gènere *Kiwa*) (figs. 5, 7A).

El poliquets, que se'n coneixen més d'un centenar d'espècies, destaquen per les adaptacions morfològiques de moltes de les espècies i per les relacions simbiòtiques que algunes d'elles han establert amb els microorganismes. Sobresurt entre totes el cuc tubícola gegant *Riftia pachyptila* (figs. 1, 8A). A causa de les seves característiques morfològiques (en concret per l'absència de boca i sistema digestiu), aquest animal va estar durant molt temps inclòs en la classe dels pogonòfors (que alguns especialistes consideraven fins i tot un fílum separat). Més recentment s'ha vist que aquesta espècie, de la mateixa manera que les altres espècies afins descrites en l'ordre dels vestimentífers, pertanyen al fílum dels anèl·lids i la classe dels poliquets.

Els cnidaris encara no han estat molt ben estudiats en aquest ecosistema i només es coneixen una desena d'hidraris i un nombre similar d'anemones de mar. Algunes espècies d'anemones es



Figura 7. Organismes característics de les comunitats de les fumaroles hidrotermals submarines a la dorsal oriental del mar d'Escòcia, Antàrtida. A, grup de cargols gasteròpodes *Gigantopelta chessoia*, sobre les seves closques pagellides del gènere *Lepetodrilus*, al centre un exemplar de cranc yeti (*Kiwa tyleri*) a 2.608 m de fondària; B, el cirrípede pedunculat *Vulcanolepas scotiaensis* acompanyat de cinc anemones actinostòlides a 2.396 m de fondària (Font: Rogers *et al.*, 2012 doi: [10.1371/journal.pbio.1001234.g003](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001234.g003)).

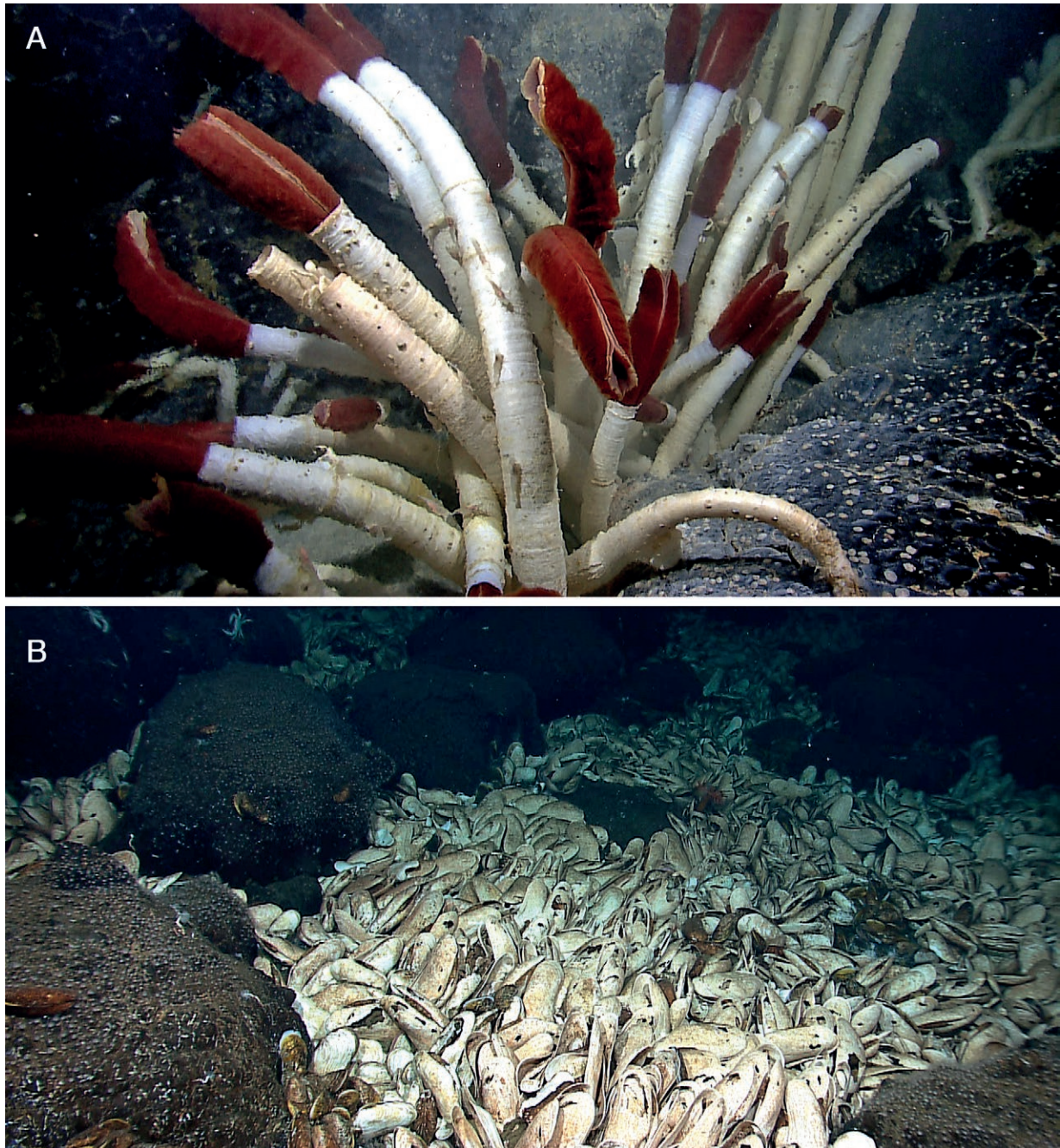


Figura 8. Alguns dels organismes més característics de les comunitats de les fumaroles hidrotermals submarines. A, cuc tubícola gegant *Riftia pachyptila*; B, acumulació de cloïsses gegants *Calyptogena magnifica* a 2.560 m de fondària al camp hidrotermal "Tempus Fugit", dorsal de les Galápagos (Font: NOAA Okeanos Explorer Program, Galapagos Rift Expedition 2011).

coneixen només de fotografies *in situ* (fig. 7B) i encara no s'han pogut estudiar. Tot i ser un grup amb una diversitat baixa, en alguns camps hidrotermals són tan abundants que entapissen per complet les roques.

Els peixos només són un 3,5% de les espècies descrites a les fumaroles, i de fet, no s'han pogut observar peixos a tots els camps hidrotermals. En molts casos aquestes observacions es limiten a fotografies o vídeos i encara no és del

tot clar quines espècies són habitants autèntics de les fumaroles o simplement s'hi acosten per obtenir aliment des dels fons veïns. Moltes de les espècies realment endèmiques pertanyen a la família Zoarcidae, la majoria de les espècies de la qual viuen al mar profund. Entre els cucs tubícoles *Riftia* hi viu *Thermarces cerberus* que s'alimenta de petits crustacis i mol·luscs.

Tots aquests organismes s'associen entre ells i formen comunitats més o menys diverses. Tot i



Figura 9. Mol·luscs i crustacis de les fumaroles hidrotermals submarines. A, agregació del gasteròpode *Ifrimeria nautiliei* sobre les closques dels quals es poden veure les petites pegellides i el cranc *Austinograea alayseae*, Lau, Pacífic sud. B, agregació de *Rimicaris exoculata* al camp TAG de la dorsal Mesoatlàntica a més de 3.600 m de fondària. C, imatge d'un exemplar adult de *R. exoculata* capturat al camp TAG en què s'aprecia la placa ocular dorsal i la dilatació de la regió branquial on s'alberguen els bacteris simbiòtics (Font: A, foto C.R. Fisher; B, © Ifremer CC: BY-NC; C, foto P. Briand ©Ifremer, CC: BY-NC).

així, la perdurabilitat d'aquestes comunitats depèn en gran mesura del manteniment de les condicions ambientals (fluids hidrotermals, temperatura, etc.) i l'origen volcànic de les fumaroles, fa que aquest manteniment no estigui garantit a llarg termini, a causa de les possibles erupcions o terratrèmols. Quan l'activitat hidrotermal s'atura els invertebrats moren, contràriament, després d'una nova erupció i l'inici d'activitat hidrotermal la megafauna colonitza de forma ràpida la nova àrea (Van Dover, 2000). Shank *et al.* (1998) van poder fer un seguiment dels canvis de la comunitat després d'una erupció al 1991 i la formació d'un nou camp hidrotermal a la dorsal del Pacífic oriental. Poc després de l'erupció ja es pot veure la formació de tapisos bacterians que donen una coloració blanquinosa a la superfície de les roques. Transcorregut un any, aquests tapisos disminueixen la seva extensió i es formen colònies denses del cuc vestimentífer *Tevnia jerichonana* que és substituït durant el segon any pel cuc tubícola gegant *Riftia pachyptila*. Durant aquest segon any les concentracions de sulfur d'hidrogen (H_2S) s'havien reduït a la meitat i van seguir disminuint durant el tercer any, quan els musclos *Bathymodiolus thermophilus* van començar a colonitzar les roques basàltiques. Quatre anys després de l'erupció, els musclos també colonitzaven els tubs de *Riftia* i es va observar un augment en el nombre de crancs i de cucs serpúlids prop de les fumaroles. En només cinc anys es va arribar a un 73% del total d'espècies conegudes d'aquella regió (Shank *et al.*, 1998). Canvis similars van ser observats després d'una erupció a la dorsal Juan de Fuca (Pacífic nord), on un terç de les espècies conegudes d'aquella regió ja era present a la nova comunitat al cap de només dos anys (Tunnicliffe *et al.*, 1997). Tot això suggereix que els invertebrats de les fumaroles hidrotermals estan adaptats a una colonització ràpida dels emplaçaments on s'inicia l'activitat hidrotermal i a viure en uns hàbitats molt fragmentats i de perdurabilitat limitada.

Origen i biogeografia

Les primeres anàlisis fetes a partir de caràcters morfològics de les espècies actuals i del seu elevat grau d'endemicitat semblaven indicar que la fauna d'aquests ecosistemes tenia un origen molt antic que es podia remuntar fins al Paleozoic (Newman, 1985), una hipòtesi que va portar a parlar de fòssils vivents. Aquests organismes relictos haurien pogut utilitzar les fonts hidrotermals com a refugi durant els episodis d'extinció massiva que van afectar els mars durant el Fanerozoic (McArthur i Tunnicliffe, 1998). Però els estudis genètics posteriors suggereixen que la diversificació d'aquesta fauna es va produir de forma més tardana des de la segona mitat del Mesozoic i tot el Cenozoic (Van Dover, *et al.* 2002; Yang *et al.*, 2013), una teoria que es veu reforçada pel registre fòssil, que al mateix temps confirma les diferències entre les comunitats del Paleozoic i les actuals. Aquest fet donaria suport a la hipòtesi de les successives colonitzacions de les fonts hidrotermals durant el Cenozoic (Little i Vrijenhoek, 2003).

A mesura que s'han anat estudiant les diferents espècies, el que s'ha vist és que, molt probablement, el conjunt de la fauna no té un origen comú, sinó que ha arribat a aquests ecosistemes per camins diferents. Una petita part d'aquestes espècies, com són els crustacis decàpodes del gènere *Munidopsis*, estan molt relacionades amb les dels fons profunds veïns i podrien ser invasors recents. Altres, entre les que es troben alguns gèneres de poliquets, estan emparentades amb espècies d'aigües superficials, són espècies oportunistes que colonitzen els ambients rics en matèria orgànica, i que tenen un rang molt ampli de distribució batimètrica (espècies euríbatess). Altres poliquets, els de la família dels alvinèl·lids, sembla que s'han diversificat estrictament en aquests ecosistemes. És cert, però, que també hi trobem espècies que podrien tenir un origen molt antic, seria el cas d'alguns cirrípedes pedunculats o de

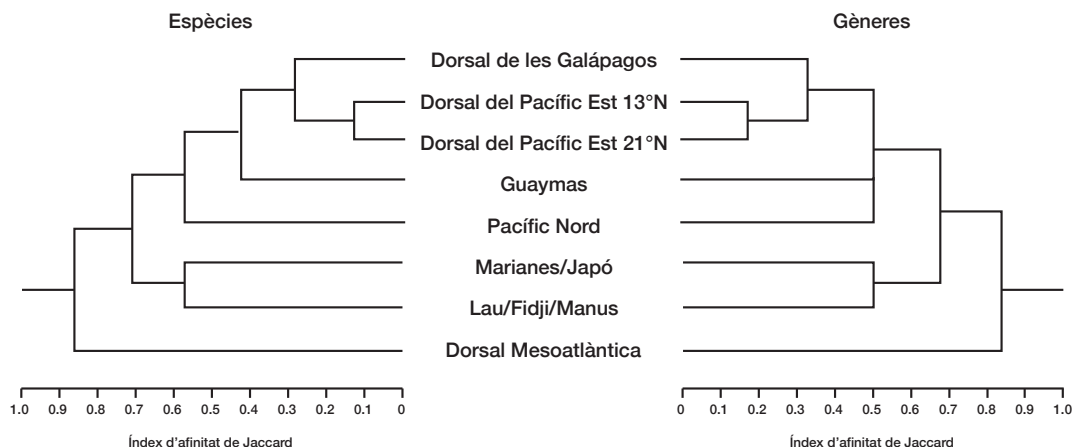


Figura 10. Cladogrames de l'índex d'afinitat de Jaccard obtinguts a partir de 375 espècies (esquerra) i 220 gèneres (dreta) presents a les diferents àrees hidrotermals (modificat de Tunnicliffe i Fowler, 1996).

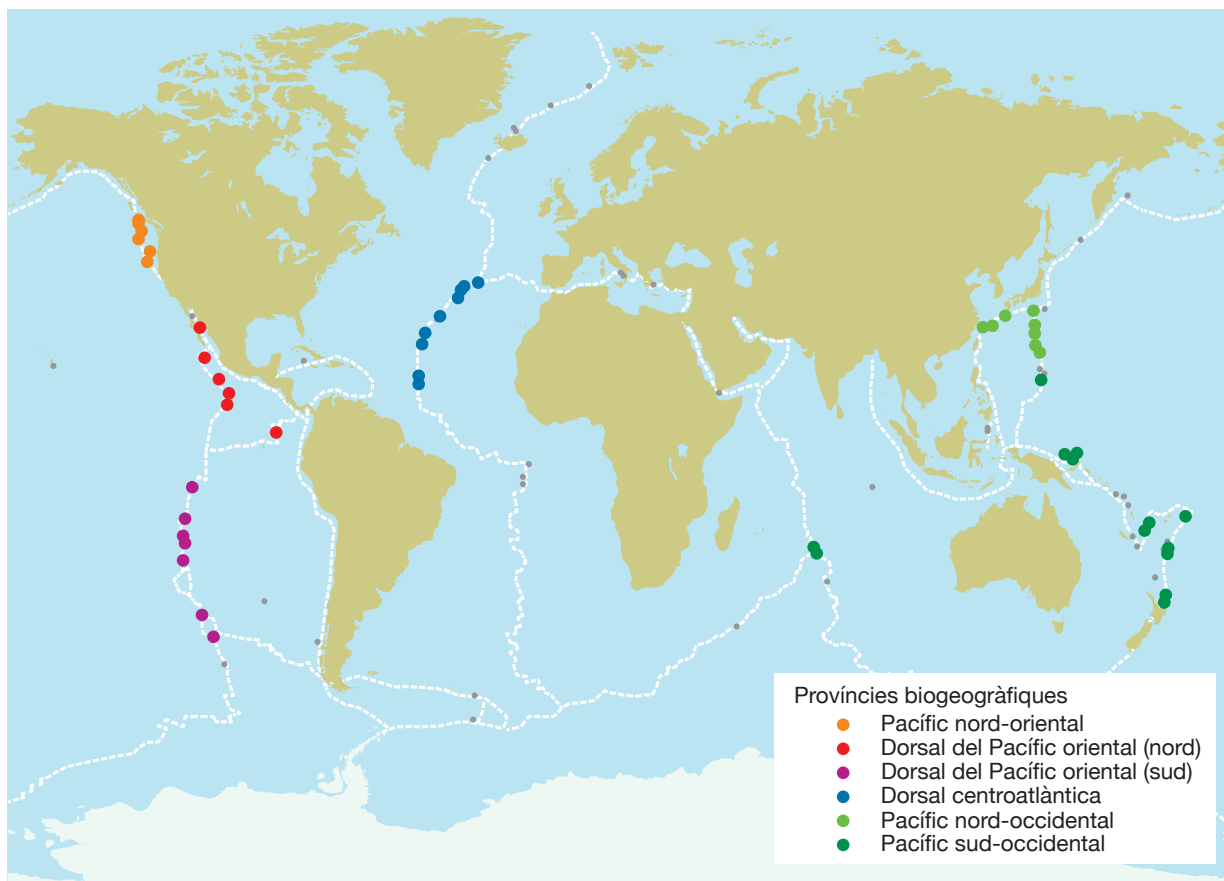


Figura 11. Distribució de les sis províncies biogeogràfiques obtingudes a partir de l'anàlisi de la composició específica de 63 camps hidrotermals segons Bachraty *et al.* (2010). Els cercles en gris assenyalen els camps hidrotermals no inclosos en l'esmentat estudi (modificat de Bachraty *et al.*, 2010).

les pagellides del gènere *Neomphalus*, l'origen del qual es podria remuntar fins al final del Paleozoic (McLean, 1981). Finalment hi ha un conjunt d'espècies compartides amb ecosistemes quimiòtròfics similars com són les emanacions fredes i les carcasses de balenes.

Els estudis de la fauna que s'han anat succeint a mesura que es descobrien noves àrees amb activitat hidrotermal han permès diferenciar distintes províncies biogeogràfiques. Les diferències trobades en la fauna venen donades principalment per característiques geològiques. Les diferències en la taxa de separació de les plaques tectòniques semblen tenir una gran importància. Una taxa de separació alta implica una freqüència més elevada de l'activitat volcànica, però també una durada més curta dels processos hidrotermals. Això obliga la fauna a adaptar-se a una existència més limitada en el temps, tot i que ofereix oportunitats per a l'establiment de noves comunitats. Mentre que si aquesta taxa de separació és més lenta permet una permanència més llarga de les comunitats establertes. Aquests tipus de diferències es poden observar entre la dorsal Mesoatlàntica (de separació lenta) i la del Pacífic est (de separació ràpida). Per altra banda, els canvis en

l'altitud de les dorsals creen barreres que aïllen les poblacions (Van Dover *et al.*, 2002). Així, els punts calents a la dorsal Mesoatlàntica com són Islàndia o la plana de les Açores separen les comunitats àrtiques de les atlàntiques en el primer cas i les atlàntiques del nord de les del sud en el segon.

Una gran part de les espècies de les fonts hidrotermals es dispersen gràcies a les seves larves planctòniques que són transportades pels corrents de fons. Aquests corrents estan molt condicionats tant per la topografia de les conques oceàniques com per l'efecte de la rotació de la Terra (efecte Coriolis). Però per damunt de tot, la distribució actual de les espècies està relacionada amb la història geològica de les plaques tectòniques i mostra una afinitat més gran dintre d'una mateixa conca oceànica que entre les diferents conques (Tunnicliffe i Fowler, 1996) (fig. 10). Malgrat que el coneixement d'aquests ecosistemes és encara incomplet, les anàlisis fetes per Bachraty *et al.* (2009) a partir de la distribució de 592 espècies en 63 camps hidrotermals delimiten sis grans províncies biogeogràfiques (fig. 11) i suggereixen que la regió nord de la dorsal del Pacífic Oriental podria haver jugat un paper clau com a centre de dispersió de la fauna hidrotermal. Pos-

teriorment, però, el descobriment de nous camps a l'Antàrtic i la inclusió d'aquests en les anàlisis suggereix que la distribució biogeogràfica podria ser més complexa del que s'havia proposat fins ara i que es podria arribar a parlar de fins a 11 províncies (Rogers *et al.*, 2012).

Ecosistemes afins

Les fumaroles hidrotermals no són els únics ecosistemes quimioautotròfics. Pocs anys després del descobriment de les fumaroles, es va poder observar una comunitat molt similar a la que es coneixia dels camps hidrotermals al peu de l'escarpament de Florida amb poliquets vestimentífers, bivalves vesicòmids i musclos batimodiòlids entre moltes altres espècies relacionades (Paull *et al.*, 1984). Allà, però, no hi havia surgències de fluids a altes temperatures, només emanacions de fluids hipersalins amb altes concentracions de metà i sulfur d'hidrogen a temperatures similars a les de les aigües circumdants. Aquests gasos, com a les fumaroles hidrotermals, mantenen una comunitat de bacteris metanòtrofs i oxidants del sofre que són els productors primaris de l'ecosistema. Aquí no es formen xemeneies, però sí que precipita carbonat de calci que forma capes sobre el llit oceànic i permet el posterior assentament d'espècies sèssils.

Aquestes "emanacions fredes" (en anglès, *cold seeps*) es formen sobre fissures de l'escorça, tant en límits divergents com en zones de subducció de les plaques tectòniques, però també en monts submarins i als marges continentals en àrees de concentracions mínimes d'oxigen. Els fluids reduïts es difonen per entre el sediment i en emergir es poden manifestar de diferent manera. La forma més evident és la formació de bombolles de gas, però també són freqüents llacs submarins de salmorra o els volcans de fang (Levin, 2005). S'han anat trobant surgències d'aquest tipus per tots els oceans i a fondàries que van des de menys de 15 m fins a més de 7.000 m a la fosa del Japó).

El 1987 durant una immersió del submarí *Alvin* a la conca de Santa Catalina (Pacífic nord-oriental) es va descobrir una comunitat quimiosintètica sobre una altra font de compostos reduïts, l'esquelet gairebé intacte d'una balena de 20 metres (Smith i Kukert, 1998). L'enfonsament del cadàver d'una balena aporta als fons batials o abissals una quantitat enorme de carboni orgànic equivalent a la que hi arribaria durant uns 2.000 anys en condicions habituals (Smith i Baco, 2003). Un cop el cadàver arriba al fons, passa per diferents estadis. Durant els primers mesos, les comunitats estan dominades per carronyaires mòbils com taurons, mixinoïdeus i macrúrids que s'emporten grans quantitats de teixits tous. En un segon estadi que pot durar mesos o alguns anys, la comunitat està dominada per poblacions molt denses de poliquets i crustacis carronyaires que colonitzen els fons enriquits per matèria orgànica i els ossos

que queden lliures de carn. El següent estadi és el verdaderament autotròfic i pot durar diverses dècades. El greixos que impregnen els ossos són descompostos al seu interior per bacteris reductors del sofre que produeixen sulfur d'hidrogen que al seu torn és utilitzat pels bacteris oxidants del sofre que es desenvolupen a la superfície dels ossos i com a endosimbionts dels bivalves vesicòmids (Smith i Baco, 2003) i es forma així una comunitat molt similar a la de les fumaroles hidrotermals. Finalment, un cop s'atura l'activitat microbiana, els ossos esdevenen un substrat dur que pot ser colonitzat per suspensívors del mar profund.

La localització d'aquests cadàvers i de les comunitats associades no estan lligats a característiques geològiques del fons marí, sinó a la distribució dels grans cetacis. En conseqüència, tenen una distribució molt més àmplia que les fumaroles o les emanacions fredes (Sumida *et al.*, 2016). Els estudis filogenètics suggereixen que la fauna associada als cadàvers de balena s'hauria pogut comportar com a esglaons en el procés evolutiu i ecològic per als llinatges de la fauna de les fumaroles i emanacions fredes (Smith *et al.*, 2015; Sumida *et al.*, 2016). Malauradament, la sobrepesca abusiva que han patit les poblacions de grans cetacis, ha portat a una reducció de fins al 95% en alguns casos. Aquest fet ha d'haver disminuït de manera dràstica el nombre de carcasses que arriben al mar profund (Butman *et al.*, 1995) i en conseqüència el paper que les carcasses jugaven com a graons en el flux genètic entre els diferents ecosistemes quimiosintètics pot haver quedat fortament alterat.

Les fumaroles hidrotermals i l'origen de la vida

Des de que es va posar en dubte el creacionisme, la creença religiosa segons la qual tant l'univers com tots els éssers que habiten la Terra havien estat creats per un ens superior, ens hem preguntat quin va ser el procés que va permetre l'aparició de la vida al nostre planeta. Les primeres hipòtesis que es remunten a les idees d'Aristòtil, suggerien una "generació espontània" que va ser descartada definitivament pels experiments que va realitzar Louis Pasteur al 1864.

A principi del s. XX Alexander Oparin proposa que les primeres molècules orgàniques s'haurien pogut generar en bassals somers en una atmosfera sense oxigen, el que es coneix com la "sopa primordial" (Oparin, 1938). Aquesta hipòtesi rep un important suport amb l'experiment de Miller i Urey els quals obtenen, al laboratori, aminoàcids a partir dels gasos presents en una atmosfera com la proposta per Oparin (Miller, 1953). Però ara es pensa que les concentracions de metà i amoníac d'aquella atmosfera eren molt inferiors a les proposades i per tant sembla difícil acceptar la teoria d'Oparin. El descobriment de les fonts hidroter-

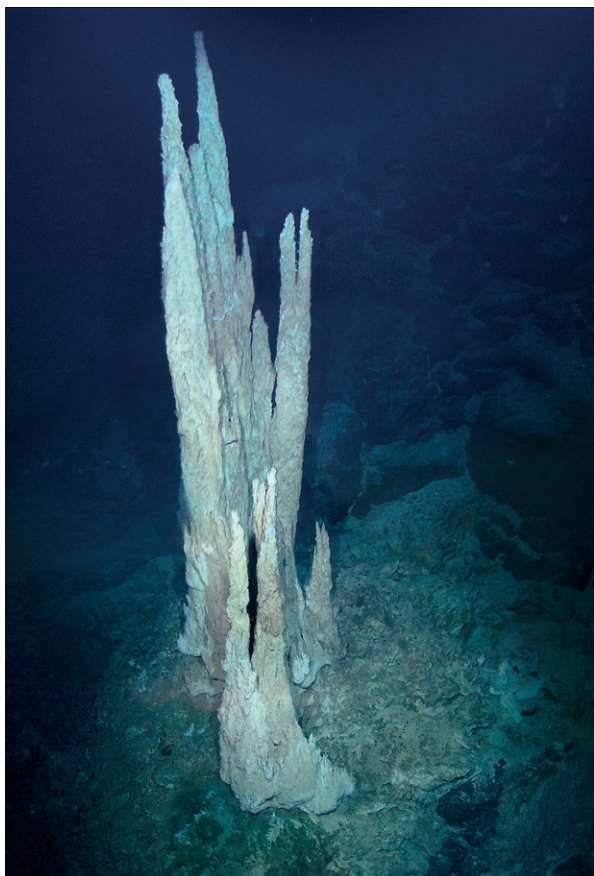


Figura 12. Xemenies al camp hidrotermal anomenat *Lost City* a uns 20 km de la dorsal Mesoatlàntica i entre 750 i 900 m de fondària. Aquí els fluids són molt alcalins i brollen a temperatures relativament baixes d'entre 40 i 91°C. Les seves característiques fisicoquímiques han fet pensar a alguns investigadors que la vida s'hauria pogut originar en un hàbitat com aquest (FONT: <https://www.nasa.gov/content/the-lost-city-formation/#.WFO-XJLW0S8> cortesia de D. Kelley i M. Elend, University of Washington CC: BY-NC-).

mals submarines que emetien fluids reduïts i rics en sulfhídric, proporcionaven un ambient adient per a la síntesi orgànica (Shock, 1996), encara que les altes temperatures que s'hi observaven dificultaven la perdurabilitat dels compostos (Miller i Lazcano, 1995). El descobriment, l'any 2000, d'un nou tipus de font hidrotermal (Kelley *et al.*, 2001) a desenes de quilòmetres de la dorsal Mesoatlàntica ha aportat noves dades per a la comprensió de l'origen de la vida a la Terra. Els fluids emesos en aquest nou camp hidrotermal, conegut amb el nom de *Lost City* (fig. 12), són molt alcalins (pH entre 9 i 11), amb temperatures d'entre 40 i 91°C i amb altes concentracions d'hidrogen i metà disolts. La mescla d'aquests fluids amb l'ambient marí circumdant produeix una precipitació de carbonat que condueix a la construcció de xemeneies que poden atènyer fins a 60 m d'alçada. Una característica molt important d'aquests precipitats és que són molt finament porosos, un fet que podria permetre la concentració de les mo-

lècules orgàniques sintetitzades i així facilitar-ne la replicació i la polimerització (vegeu una revisió a Martin *et al.*, 2008). S'ha pogut constatar que a *Lost City*, es produeix una síntesi abiòtica d'hidrocarburs a partir de roques ultramàfiques com les peridotites (silcats de magnesi i ferro), aigua i calor moderat (Proskurowski *et al.*, 2008). A més, i a diferència de les fumaroles negres de les dorsals oceàniques, aquest tipus de fonts hidrotermals tenen una perdurabilitat molt llarga que en el cas de *Lost City* s'ha estimat en més de 100.000 anys (Ludwig *et al.*, 2011), i, atès el tipus de roca sobre la qual es formen, podrien ser molt més abundats del que fins ara es coneix.

Quan aquest article ja estava en premsa, han aparegut noves proves de vida primigènia en sediments de fonts hidrotermals submarines datats entre 3.770 i 4.280 milions d'anys al Canadà (Dodd *et al.*, 2017). Aquestes serien les evidències més antigues de vida a la Terra.

Queda encara molt camí per recórrer, però tots aquest fets comencen a donar respostes que potser ens permetran arribar a entendre com va sorgir la vida a la Terra.

Bibliografia

- Anderson T., Rice T. 2006. Deserts on the sea floor: Edward Forbes and his azoic hypothesis for a lifeless deep ocean. *Endeavour*, 30(4): 131-137.
doi: [10.1016/j.endeavour.2006.10.003](https://doi.org/10.1016/j.endeavour.2006.10.003)
- Bachraty, C., Legendre, P., Desbruyères, D. 2009. Biogeographic relationships among deep-sea hydrothermal vent faunas at global scale. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 56(8): 1371-1378.
doi: [10.1016/j.dsr.2009.01.009](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.01.009)
- Baker, M.C., Ramirez-Llodra, E., Perry, D. 2010. ChEssBase: an online information system on species distribution from deep-sea chemosynthetic ecosystems. Version 3. World Wide Web electronic publications, www.noc.soton.ac.uk/chess/database/db_home.php
- Butman, C.A., Carlton, J.T., Palumbi, S.R. 1995. Whaling effects on deep-sea biodiversity. *Conservation Biology*, 9(2): 462-464.
doi: [10.1046/j.1523-1739.1995.9020462.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9020462.x)
- Cary, S.C., Giovannoni, S.J. 1993. Transovarial inheritance of endosymbiotic bacteria in clams inhabiting deep-sea hydrothermal vents and cold seeps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(12): 5695-5699.
doi: [10.1073/pnas.90.12.5695](https://doi.org/10.1073/pnas.90.12.5695)
- Cary, S.C., Warren, W., Anderson, E., Giovannoni, S.J. 1993. Identification and localization of bacterial endosymbionts in hydrothermal vent taxa with symbiont-specific polymerase chain reaction amplification and in situ hybridization techniques. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 2(1): 51-62.
- Cavanaugh, C.M. 1983. Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. *Nature*, 302: 58-61.
- Cavanaugh, C.M., Gardiner, S.L., Jones, M.L., Jannasch, H.W., Waterbury, J.B. 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: possible chemoautotrophic symbionts. *Science*, 213(4505): 340-342.
doi: [10.1126/science.213.4505.340](https://doi.org/10.1126/science.213.4505.340)
- Childress, J.J., Fisher C.R. 1992. The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry, and autotrophic symbioses. *Oceanography and Marine Biology*:

- an *Annual Review*, 30: 337-441.
- Childress, J.J., Fisher, C.R., Favuzzi, J.A., Kochevar, R.E., Sanders, N.K., Alayse, A.M. 1991. Sulfide-driven autotrophic balance in the bacterial symbiont-containing hydrothermal vent tubeworm, *Riftia pachyptila* Jones. *The Biological Bulletin*, 180(1): 135-153.
doi: [10.2307/1542437](https://doi.org/10.2307/1542437)
- Corliss, J.B., Dymond, J., Gordon, L.I., Edmond, J.M., von Herzen, R.P., Ballard, R.D., Green, K., Williams, D., Bainbridge, A., Crane, K., van Andel, T.H. 1979. Submarine thermal springs on the Galápagos Rift. *Science*, 203(4385): 1073-1083.
doi: [10.1126/science.203.4385.1073](https://doi.org/10.1126/science.203.4385.1073)
- Deming, J.W., Baross, J.A. 1993. Deep-sea smokers: windows to a subsurface biosphere? *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 57(14): 3219-3230.
doi: [10.1016/0016-7037\(93\)90535-5](https://doi.org/10.1016/0016-7037(93)90535-5)
- Desbruyères, D., Segonzac, M., Bright, M. (Eds.). 2006a. *Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna*. Denisa, 18: 1-544.
- Desbruyères, D., Hashimoto, J., Fabri, M.C. 2006b. Composition and biogeography of hydrothermal vent communities in Western Pacific back-arc basins. *Back-arc spreading systems: geological, biological, chemical, and physical interactions*. American Geophysical Union, pp. 215-234.
doi: [10.1029/166GM11](https://doi.org/10.1029/166GM11)
- Dodd, M.S., Papineau, D., Grenne, T., Slack, J.F., Rittner, M., Pirajno, F., O'Neil, J., Little, C.T.S. 2017. Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature*, 543, 60-64.
doi: [10.1038/nature21377](https://doi.org/10.1038/nature21377)
- Fiala-Médioni, A., Métivier, C., Herry, A., Le Pennec, M. 1986. Ultrastructure of the gill of the hydrothermal-vent mytilid *Bathymodiolus* sp. *Marine Biology*, 92(1): 65-72.
doi: [10.1007/BF00392747](https://doi.org/10.1007/BF00392747)
- Fisher, C.R. 1990. Chemoautotrophic and methanotrophic symbioses in marine-invertebrates. *Reviews in Aquatic Sciences*, 2(3-4): 399-436.
- Gage, J.D., Tyler, P.A. 1991. *Deep-Sea Biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press.
doi: [10.1017/CBO9781139163637](https://doi.org/10.1017/CBO9781139163637)
- Goffredi, S.K. 2010. Indigenous ectosymbiotic bacteria associated with diverse hydrothermal vent invertebrates. *Environmental Microbiology Reports*, 2(4): 479-488.
doi: [10.1111/j.1758-2229.2010.00136.x](https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2010.00136.x)
- Goldfarb, M.S., Converse, D.R., Holland, H.D., Edmond, J.M. 1983. The genesis of hot spring deposits on the East Pacific Rise, 21 N. *Economic Geology Monograph*, 5: 184-197.
- Haymon, R.M., Kastner, M. 1981. Hot spring deposits on the East Pacific Rise at 21 N: preliminary description of mineralogy and genesis. *Earth and Planetary Science Letters*, 53(3): 363-381.
doi: [10.1016/0012-821X\(81\)90041-8](https://doi.org/10.1016/0012-821X(81)90041-8)
- Ivanenko V.N. 2006. Arthropoda, Crustacea, Copepoda. In: Desbruyères, D., Segonzac, M., Bright, M. (Eds.), *Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna*. Denisa, 18: 316-317.
- Jannasch, H.W. 1984. Chemosynthesis: the nutritional basis for life at deep-sea vents. *Oceanus*, 27(3): 73-78.
- Jannasch, H.W., Mottl, M.J. 1985. Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. *Science*, 229(4715): 717-725.
doi: [10.1126/science.229.4715.717](https://doi.org/10.1126/science.229.4715.717)
- Jannasch, H.W., Wirsén, C.O. 1979. Chemosynthetic primary production at East Pacific sea floor spreading centers. *Bioscience*, 29(10): 592-598.
doi: [10.2307/1307765](https://doi.org/10.2307/1307765)
- Karl, D.M., Wirsén, C.O., Jannasch, H.W. 1980. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents. *Science*, 207.
doi: [10.1126/science.207.4437.1345](https://doi.org/10.1126/science.207.4437.1345)
- Kelley, D.S., Karson, J.A., Blackman, D.K., Fruh-Green, G.L., Butterfield, D.A., Lilley, M.D., ... & Rivizzigno, P. 2001. An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic Ridge at 30 N. *Nature*, 412(6843): 145-149.
doi: [10.1038/35084000](https://doi.org/10.1038/35084000)
- Levin, L.A. 2005. Ecology of cold seep sediments: interactions of fauna with flow, chemistry and microbes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 43: 1-46.
doi: [10.1201/9781420037449.ch1](https://doi.org/10.1201/9781420037449.ch1)
- Little, C.T.S., Vrijenhoek, R.C. 2003. Are hydrothermal vent animals living fossils? *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 582-588.
doi: [10.1016/j.tree.2003.08.009](https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.08.009)
- Lonsdale, P. 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-Sea Research*, 24(9): 857.
doi: [10.1016/0146-6291\(77\)90478-7](https://doi.org/10.1016/0146-6291(77)90478-7)
- Ludwig, K.A., Shen, C.C., Kelley, D.S., Cheng, H., Edwards, R.L. 2011. U-Th systematics and ²³⁰Th ages of carbonate chimneys at the Lost City Hydrothermal Field. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 75(7): 1869-1888.
doi: [10.1016/j.gca.2011.01.008](https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.01.008)
- Macpherson, E., Jones, W., Segonzac, M. 2005. A new squat lobster family of Galatheoidea (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the hydrothermal vents of the Pacific-Antarctic Ridge. *Zoosystema*, 27: 709-723.
- Martin, J.W., Haney, T.A. 2005. Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: a review through 2005. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145(4): 445-522.
doi: [10.1111/j.1096-3642.2005.00178.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00178.x)
- Martin, W., Baross, J., Kelley, D., Russell, M.J. (2008). Hydrothermal vents and the origin of life. *Nature Reviews Microbiology*, 6(11): 805-814.
doi: [10.1038/nrmicro1991](https://doi.org/10.1038/nrmicro1991)
- McArthur, A.G., Tunnicliffe, V. 1998. Relics and antiquity revisited in the modern vent fauna. *Geological Society, London, Special Publications*, 148(1): 271-291.
doi: [10.1144/GSL.SP.1998.148.01.15](https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1998.148.01.15)
- McCollom, T.M., Shock, E.L. 1997. Geochemical constraints on chemolithoautotrophic metabolism by microorganisms in seafloor hydrothermal systems. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61(20): 4375-4391.
doi: [10.1016/S0016-7037\(97\)00241-X](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(97)00241-X)
- McLean, J.H. 1981. The Galapagos Rift limpet *Neomphalus*: Relevance to understanding the evolution of a major Paleozoic-Mesozoic radiation. *Malacologia*, 21(1-2): 291-336.
- Miller, S.L. 1953. A production of amino acids under possible primitive earth conditions. *Science*, 117(3046): 528-529.
doi: [10.1126/science.117.3046.528](https://doi.org/10.1126/science.117.3046.528)
- Miller, S.L., Lazcano, A. 1995. The origin of life—did it occur at high temperatures? *Journal of Molecular Evolution*, 41(6): 689-692.
doi: [10.1007/BF00173146](https://doi.org/10.1007/BF00173146)
- Newman, W.A. 1985. The abyssal hydrothermal vent invertebrate fauna: A glimpse of antiquity? *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 6: 231-242.
- Oparin, A.I. 1938. *The origin of life*. (1^a edición inglesa) Macmillan Company, New York. 170 pp.
- Ott, J., Bright, M., Bulgheresi, S. 2004. Marine microbial thiotrophic ectosymbioses. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 42: 95-118.
doi: [10.1201/9780203507810.ch4](https://doi.org/10.1201/9780203507810.ch4)
- Paull, C.K., Hecker, B., Commeau, R., Freeman-Lynde, R. P., Neumann, C., et al. 1984. Biological communities at the Florida Escarpment resemble hydrothermal vent taxa. *Science*, 226(4677): 965-967.
doi: [10.1126/science.226.4677.965](https://doi.org/10.1126/science.226.4677.965)
- Ponsard, J., Cambon-Bonavita, M.A., Zbinden, M., Lepoint,

- G., Joassin, A., Corbari, L., et al. 2013. Inorganic carbon fixation by chemosynthetic ectosymbionts and nutritional transfers to the hydrothermal vent host-shrimp *Rimicaris exoculata*. *The ISME journal*, 7(1): 96-109.
doi: [10.1038/ismej.2012.87](https://doi.org/10.1038/ismej.2012.87)
- Proskurowski, G., Lilley, M.D., Seewald, J.S., Früh-Green, G.L., Olson, et al. 2008. Abiogenic hydrocarbon production at Lost City hydrothermal field. *Science*, 319(5863): 604-607.
doi: [10.1126/science.1151194](https://doi.org/10.1126/science.1151194)
- Rogers A.D., Tyler P.A., Connelly D.P., Copley J.T., James R., et al. 2012. The discovery of new deep-sea hydrothermal vent communities in the Southern Ocean and implications for biogeography. *PLoS Biology*, 10(1): e1001234.
doi: [10.1371/journal.pbio.1001234](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001234)
- Sars, M. 1868. Memoires pour servir a la connaissance des crinoides. I: Du *Rhizocrinus lofotensis* M. Sars, nouveau genre vivant des Crinoïdes pédicellés, dits lis de mer.
- Segonzac, M., de Saint Laurent, M., Casanova, B. 1993. L'énigme du comportement trophique des crevettes Alvinocarididae des sites hydrothermaux de la dorsale médio-atlantique. *Cahiers de Biologie Marine*, 34(4): 535-571.
- Shank, T.M., Fornari, D.J., Von Damm, K L., Lilley, M.D., Haymon, R.M., Lutz, R.A. 1998. Temporal and spatial patterns of biological community development at nascent deep-sea hydrothermal vents (9°50' N, East Pacific Rise). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45(1): 465-515.
doi: [10.1016/S0967-0645\(97\)00089-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(97)00089-1)
- Smith, C.R., Baco, A.R. 2003. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 41: 311-354.
- Smith, C.R., Kukert, H. 1989. Vent fauna on whale remains. *Nature*, 341: 27-28.
doi: [10.1038/341027a0](https://doi.org/10.1038/341027a0)
- Smith, C.R., Glover, A.G., Treude, T., Higgs, N.D., Amon, D.J. 2015. Whale-fall ecosystems: recent insights into ecology, paleoecology, and evolution. *Annual Review of Marine Science*, 7: 571-596.
doi: [10.1146/annurev-marine-010213-135144](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135144)
- Somero, G.N., Childress, J.J., Anderson, A.E. 1989. Transport, metabolism, and detoxification of hydrogen sulfide in animals from sulfide-rich marine environments. *Reviews in Aquatic Sciences*, 1(4): 591-614.
- Sumida, P.Y., Alfaro-Lucas, J.M., Shimabukuro, M., Kitazato, H., Perez, J.A., et al. 2016. Deep-sea whale fall fauna from the Atlantic resembles that of the Pacific Ocean. *Scientific Reports*, 6: 22139.
doi: [10.1038/srep22139](https://doi.org/10.1038/srep22139)
- Thurber, A.R., Jones, W.J., Schnabel, K. 2011. Dancing for food in the deep sea: bacterial farming by a new species of yeti crab. *PLoS One*, 6(11): e26243.
doi: [10.1371/journal.pone.0026243](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026243)
- Tunnicliffe, V. 1991. The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 29: 319-407.
- Tunnicliffe, V., Fowler, C.M.R. 1996. Influence of sea-floor spreading on the global hydrothermal vent fauna. *Nature*, 379(6565): 531-533.
doi: [10.1038/379531a0](https://doi.org/10.1038/379531a0)
- Tunnicliffe, V., Embley, R.W., Holden, J.F., Butterfield, D.A., Massoth, G.J., Juniper, S.K. 1997. Biological colonization of new hydrothermal vents following an eruption on Juan de Fuca Ridge. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 44(9): 1627-1644.
doi: [10.1016/S0967-0637\(97\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(97)00041-1)
- Van Dover, C. 2000. *The ecology of deep-sea hydrothermal vents*. Princeton University Press.
- Van Dover, C.L., Szuts, E.Z., Chamberlain, S.C., Cann, J.R. 1989. A novel eye in 'eyeless' shrimp from hydrothermal vents of the Mid-Atlantic Ridge. *Nature*, 337(6206): 458-460.
doi: [10.1038/337458a0](https://doi.org/10.1038/337458a0)
- Van Dover, C., German, C.R., Speer, K.G., Parson, L.M., Vrijenhoek, R.C. 2002. Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates. *Science*, 295: 1253-1257.
doi: [10.1126/science.1067361](https://doi.org/10.1126/science.1067361)
- Wankel, S.D., Germanovich, L.N., Lilley, M.D., Genc, G., DiPerna, C.J., et al. 2011. Influence of subsurface biosphere on geochemical fluxes from diffuse hydrothermal fluids. *Nature Geoscience*, 4(7): 461-468.
doi: [10.1038/ngeo1183](https://doi.org/10.1038/ngeo1183)
- Wegener, A. 1922. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Primera edición inglesa (1966): The Origin of Continents and Oceans. New York, Dover. ISBN 0-486-61708-4
- Wolff, T. 2005. Composition and endemism of the deep-sea hydrothermal vent fauna. *Cahiers de Biologie Marine*, 46(2): 97-104.
- Yang, J.S., Lu, B., Chen, D.F., Yu, Y.Q., Yang, F., et al. 2013. When did decapods invade hydrothermal vents? Clues from the Western Pacific and Indian Oceans. *Molecular Biology and Evolution*, 30(2): 305-309.
doi: [10.1093/molbev/mss224](https://doi.org/10.1093/molbev/mss224)